RÉACTIONS FLORISTIQUES D'UNE LANDE HUMIDE AUX FUMURES MINÉRALES

par N. Sougnez (*)

(*Manuscrit reçu le 1-4-1965*)

RÉSUMÉ

Six types de fumures minérales, à dominance anionique (N, P, S) et cationique (K, Ca, Mg), ont été appliqués à une lande humide à *Molinia coerulea* et *Erica tetralix* des Hautes Fagnes (Ardenne septentrionale, Belgique).

Après 8 années, la composition spécifique des parcelles traitées n'a subi que des modifications mineures, sauf pour les sphaignes qui ont disparu rapidement et totalement. Par contre, l'abondance-dominance des espèces a subi des changements appréciables. Les espèces caractéristiques de la lande ont régressé au profit des graminées et des cypéracées. Celles-ci ont aussi réagi de façon différente aux dominances anioniques et cationiques et peuvent être classées, sous ce rapport, en plusieurs groupes éco-physiologiques. La réaction la plus remarquable est celle de *Molinia coerulea,* qui a été fortement favorisée par la dominance azotée et inhibée par la dominance phosphatée.

SUMMARY

Six types of mineral fertilizers, with anionic (N, P, S) and cationic (K, Ca, Mg) dominances, have been applied to a wet moor with *Molinia coerulea* and *Erica tetralix,* on the upland of Baraque Michel (Hautes Fagnes), in the northeastern Ardennes (Belgium).

Eight years later, the specific composition of the treated plots had hardly changed, except for Sphagnum, which had disappeared soon after treatment. The abundance-dominance of species, on the contrary, was greatly altered. The regression of species characteristic of the wet moor had permitted the increase of grasses and sedges. These were differently influenced by the anionic and cationic dominances, so that it has been possible to classify them into several eco-physiological groups.

The grass *Molinia coerulea* had the most noticeable reaction. Strongly increased by the nitrogen dominance, it was inhibited by the phosphatic dominance.

ZUSAMMENFASSUNG

Sechs Typen von Mineraldüngungen, mit Anionen-(N, P, S) und Kationendominanz (K, Ca, Mg), wurden auf einer feuchten Heide mit *Molinia coerulea* und *Erica tetralix* im Hohen Venn (Nord-Ardennen, Belgien) angewandt.

(*) Attaché de Recherche de l'I.R.S.I.A.; Centre de cartographie phytosociologique, Gembloux (Belgique).

Œcol. Plant.
Gauthier-Villars
I, p. 219 à 234

Nach 8 Jahren ist die spezifische Zusammensetzung der experimentalen Parzellen fast ungeändert geblieben, mit Ausnahme der Torfmoose, die rasch und ganz verschwanden. Dagegen, haben sich die Mengenverhältnisse (Abundanz-Dominanz) der Arten nennenswert geändert. Die Karakterarten der Heide haben sich vermindert zugunsten der Gräser und Seggen. Diese haben auf die Anionen-Kationendominanzen verschiedensweise reagiert und können verhältnissmässig in mehrere öko-physiologische Gruppen geordnet werden. Die merkwürdigste Reaktion ist jene von *Molinia coerulea*. Sie wurde stark gefördert durch die Stickstoff-Dominanz und gehemmt durch die Phosphat-Dominanz.

INTRODUCTION

Sur les hauts plateaux de l'Ardenne, spécialement celui des Hautes Fagnes, les landes humides à *Erica tetralix* et *Molinia coerulea* ont été, durant des siècles, soumises au fauchage annuel en vue d'y récolter un fourrage d'appoint pour l'hiver. Actuellement, ce mode d'exploitation ne subsiste plus qu'en quelques endroits et la plupart des éricaies ont été reboisées au moyen de l'épicéa. Comme elles correspondent à la formation herbeuse des sols les plus pauvres et les plus acides qu'on connaisse dans la région et qu'elles furent longtemps soumises à des prélèvements sans restitution chimique, il a paru intéressant d'y observer les réactions de la flore à des fumures minérales.

Le site choisi pour l'expérience se situe sur le plateau de la Baraque Michel, au lieu-dit Haut Beaumal (commune de Jalhay), à 500 m d'altitude. L'éricaie y occupe une surface homogène de plusieurs hectares, entourée de bois d'épicéa. Le sol, du type paratourbeux, est un sol podsolique à pseudo-gley. Il comporte un horizon de tourbe noire, épais de 3 à 4 cm, reposant sur un substrat sablo-limoneux de couleur gris blanchâtre (« argile blanche »), devenant panaché en profondeur. Ce sol dérive des phyllades très pauvres du Revinien (Cambrien) et le pH est voisin de 4 dans les horizons superficiels. La faible pente du terrain et la médiocre perméabilité du substrat expliquent le développement, à cet endroit, d'une lande semi-tourbeuse, qui a remplacé d'anciennes chênaies humides de chêne pédonculé et bouleau (*Querceto roboris - Betuletum dryopteridetosum*), dont il subsiste quelques îlots caractéristiques dans les environs (A. NOIRFALISE et N. SOUGNEZ, 1956).

La composition spécifique de l'éricaie fagnarde a fait l'objet de nombreux inventaires (N. SOUGNEZ, données inédites), qui confirment sa constance floristique et écologique dans toute l'Ardenne orientale. Dans la station étudiée, l'éricaie, encore fauchée certaines années, est constituée d'une strate graminoïde couvrant environ 75 % du sol et comprenant *Molinia coerulea, Eriophorum angustifolium, Juncus squarrosus* et *Scirpus caespitosus* ssp. *germanicus*, avec de-çi de-là des touffes de *Festuca tenuifolia, Carex nigra, Carex echinata, Nardus stricta, Deschampsia flexuosa* et *Calluna vulgaris*, ainsi que des brins dispersés de *Vaccinium*

myrtillus et *Vaccinium uliginosum*. Enfin, la strate muscinale, couvrant 20 à 30 %, est constituée par des sphaignes, des coussinets de *Leucobryum glaucum*, un certain nombre de mousses et d'hépatiques et quelques lichens. Voici la liste des espèces récoltées dans les parcelles-témoins :

a) MOUSSES : *Brachythecium rutabulum* (L.) BR. EUR.; *Calliergon stramineum* (DICKS.) KINDB.; *Campylopus flexuosus* (L.) BRID.; *Ceratodon purpureus* (L.) BRID.; *Dicranella cerviculata* (HEDW.) SCHIMPER; *Drepanocladus fluitans* (L.) WARNST.; *Eurhynchium praelongum* (L.) HOBKIRK; *Hypnum imponens* HEDW.; *Leucobryum glaucum* (L.) SCHIMPER; *Plagiothecium denticulatum* (L.) BR. EUR.; *Plagiothecium ruthei* LIMPRICHT; *Pleurozium schreberi* (WILLD.) MITTEN; *Pohlia nutans* (SCHREB.) LINDB.; *Polytrichum formosum* HEDW.; *Polytrichum commune* L.; *Rhacomitrium canescens* (TIMM.) BRID.

b) SPHAIGNES : *Sphagnum compactum* DC.; *Sph. cuspidatum* EHRH. em. WARNST.; *Sph. fimbriatum* WILSON; *Sph. molle* SULL.; *Sph. tenellum* PERS. (= *S. molluscum* BRUCH); *Sph. recurvum* P. BEAUV. var. *fallax* WARNST.; *Sph. rubellum* WILSON.

c) HÉPATIQUES : *Calypogeia trichomanis* (L.) CORDA; *Cephalozia Lammersiana* (HÜB.) SPR.; *Cephaloziella elachista* (JACK) SCHIFFNER; *Gymnocolea inflata* (HUDSON) DUM.; *Odontoschisma sphagni* (DICKS.) DUM.; *Scapania nemorosa* DUM.; *Solenostoma crenulatum* (SMITH) MITTEN.

d) LICHENS : *Cladonia furcata* (HUDS.) SCHRAD.; *Cladonia impexa* HARM.

PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Les observations relatives aux variations de la composition botanique résultant de l'application de fumures minérales ont été effectuées dans le cadre d'une expérience entreprise par le Centre d'études et de recherches sur l'aquiculture, dirigé par les professeurs M. V. HOMÈS et J. R. ANSIAUX (*).

Cette expérience avait pour objet de déterminer, par la méthode des variantes systématiques imaginée par M. V. HOMÈS (1950, 1951, 1952 et 1961), les meilleurs équilibres anioniques et cationiques permettant d'obtenir les rendements en herbe les plus élevés.

La méthode repose sur une théorie de la nutrition minérale inspirée des expériences sur les antagonismes ioniques (M. V. HOMÈS, 1947).

(*) Ce Centre, ainsi que le Centre de cartographie phytosociologique, chargé du contrôle des variations floristiques, sont subsidiés par l'Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture (I.R.S.I.A.).

On sait que les ions positifs (cations) donnent lieu à des phénomènes de toxicité et d'antagonisme, tandis que les ions négatifs (anions) participent surtout aux synthèses organiques. La théorie admet que la meilleure absorption et l'utilisation optimale des anions se produisent pour des solutions nutritives dont la toxicité est la plus faible, c'est-à-dire pour les solutions les mieux équilibrées au point de vue des cations. C'est dans ces conditions que doivent se produire et la meilleure croissance et le meilleur rendement du crû.

Pour déterminer expérimentalement la fumure optimale, on utilise deux séries de mélanges ioniques, comportant le même total d'équivalents chimiques; dans l'une, on fait varier les proportions des anions NO_3, SO_4 et PO_4 en maintenant constantes les quantités et les proportions des cations; dans l'autre, on fait varier les proportions des cations K, Ca et Mg, en maintenant constantes les quantités et les proportions d'anions. Cet essai comporte donc 6 variantes systématiques, désignées selon la dominance ionique, par les symboles N, S, P, K, Ca, Mg et une série de parcelles-témoins, soit en tout 7 objets. L'essai est réparti selon un damier de 42 parcelles de 25 m^2 (5 × 5 m), divisé en 6 blocs de 7 parcelles; chaque traitement est donc répété 6 fois.

La dose et la formule des engrais qui furent appliqués dans le cas présent sont données dans le tableau I pour les divers traitements.

TABLEAU I

Traitements appliqués

Désignation des traitements	Quantité d'éléments en kg par Ha											
	N		S		P_2O_5		K_2O		CaO		MgO	
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
N	57,7	70	21,9	20	32,5	30	64,6	59	93,7	70	18,3	25
S	19,2	18	65,9	80	32,5	30	64,6	59	93,7	70	18,3	25
P	19,2	18	21,9	20	97,4	118	64,6	59	93,7	70	18,3	25
K	35	41	53,2	53,4	26,8	30	156,3	157	31	23	22,2	17
Ca	35	41	53,2	53,4	26,8	30	52,1	39	93,1	93	22,2	17
Mg	35	41	53,2	53,4	26,8	30	52,1	39	31	23	66,5	67
T	PAS DE FUMURE											

a) trois premières années : 1956 - 1957 - 1958.
b) trois dernières années : 1959 - 1960 - 1961.

La dose des fumures fut de 1,381 kg par parcelle (= 552,4 kg/Ha), ce qui correspond à 12 500 équivalents positifs et négatifs par Ha. Les ions y sont représentés dans les proportions suivantes :

TABLEAU II

Equilibre ionique des variantes systématiques

Désignation des traitements	Proportion des anions						Proportion des cations						Rapport anions/cations	
	NO_3		SO_4		PO_4		K		Ca		Mg			
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
N	*60*	*66,6*	20	16,6	20	16,6	24,4	25	59,4	50	16,2	25	1,218	1,5
S	20	16,6	*60*	*66,6*	20	16,6	24,4	25	59,4	50	16,2	25	1,218	1,5
P	20	16,6	20	16,6	*60*	*66,6*	24,4	25	59,4	50	16,2	25	1,218	1,5
K	35,9	38,8	47,8	44,5	16,3	16,7	*60*	*66,6*	20	16,6	20	16,6	1,255	1,5
Ca	35,9	38,8	47,8	44,5	16,3	16,7	20	16,6	*60*	*66,6*	20	16,6	1,255	1,5
Mg	35,9	38,8	47,8	44,5	16,3	16,7	20	16,6	20	16,6	*60*	*66,6*	1,255	1,5

a et b : comme au tableau I.

Chaque parcelle fumée a reçu, en outre, un mélange d'éléments oligodynamiques dans la proportion suivante :

1,256 kg/Ha : acide borique
0,628 kg/Ha : $CuSO_4$ cristallisé
0,628 kg/Ha : $MnSO_4$ cristallisé
0,251 kg/Ha : $ZnSO_4$ cristallisé

Les observations ont porté, d'une part sur les rendements quantitatifs annuels du crû, d'autre part sur les modifications floristiques de sa composition.

Les rendements seront analysés par J. R. ANSIAUX dans une note ultérieure. Nous signalerons simplement ici le poids frais des récoltes, exprimé en % du témoin pour les années successives.

TABLEAU III

Rendements relatifs en poids frais

Traitements	N	S	P	K	Ca	Mg	Témoin	Témoin, en Kg/Ha
1956	128	107	114	116	106	118	100	3.908
1957	145	107	110	139	122	137	100	4 800
1958	149	116	121	132	135	130	100	5 748
1959	172	132	128	143	140	156	100	4 308
1960	212	133	135	178	170	174	100	5 512
1961	172	130	135	144	157	138	100	4 620

L'expression graphique de ces résultats, donnée dans la figure 1, montre que les courbes des rendements peuvent se répartis en 3 groupes :

a) la courbe correspondant à la fumure à dominance azotée (N), qui donne, dès le départ et jusqu'à la fin de l'expérience, les meilleurs rendements;
b) les 3 courbes correspondant aux formules à variation cationique (Ca, Mg, K), qui donnent sensiblement les mêmes rendements, plus faibles que ceux fournis par la formule N;
c) les 2 courbes correspondant aux 2 autres formules à variation anionique (S, P), qui donnent les rendements les plus faibles.

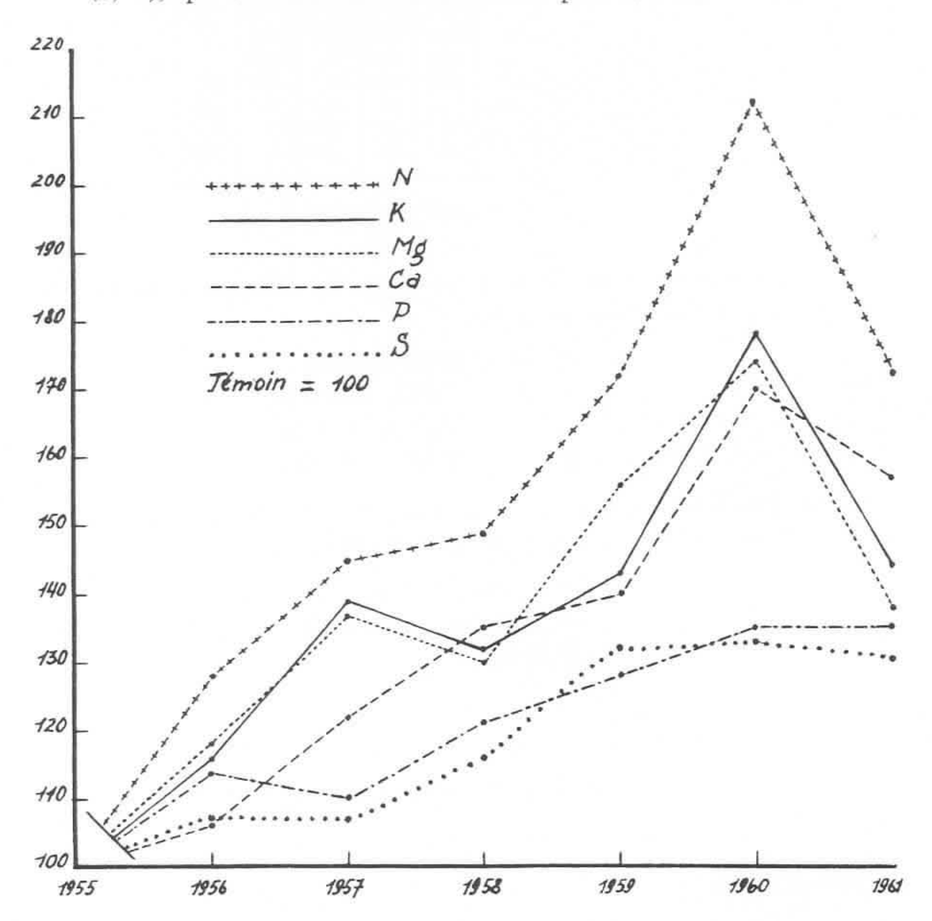


FIG. 1. — Diagrammes des rendements relatifs en poids frais.

Ce sont donc les variations des équilibres anioniques qui ont eu la plus forte répercussion sur les rendements en poids frais, alors que les variations des équilibres cationiques n'ont eu, sur ces derniers, qu'une influence beaucoup plus modeste.

De plus, si l'on classe les différents traitements d'après la quantité d'azote distribuée, on retrouve les 3 catégories déjà signalées à propos des courbes de rendements :

a) traitement N .... 57,7/70 kg de N par Ha;
b) traitements K/Ca/Mg .... 35/41 kg de N par Ha;
c) traitements S/P .... 19,2/18 kg de N par Ha.

Pour ce qui concerne les rendements en poids frais, tout se passe comme si, moyennant une fumure de base bien balancée en cations K, Ca et Mg, la production était surtout conditionnée par l'importance de la fumure azotée.

Pour ce qui concerne la composition botanique du crû, on a procédé à l'analyse floristique des parcelles en 1958 et 1961, soit respectivement après les 3[me] et 6[me] applications d'engrais. Une troisième analyse a été effectuée en 1963 pour tester l'effet rémanent de l'ensemble des fumures appliquées.

Comme le crû devait être récolté intégralement, l'inventaire a dû se limiter à des estimations à vue du recouvrement des espèces en % de la surface des parcelles. Ces estimations comportent inévitablement une certaine erreur d'appréciation. Celle-ci a été testée sur la base d'un échantillonnage-poids contradictoire, par prélèvement de poignées (cf. BLOUARD, R. et DESCHUYTENER, G., 1962). Il s'est avéré que, pour les espèces suffisamment représentées (recouvrement de plus de 2 % en moyenne), les estimations du recouvrement concordent assez bien avec les pourcentages en poids sec (moins de 10 % d'écart) dans le cas des espèces graminoïdes élevées (*Molinia, Festuca, Eriophorum*) et des Ericacées (*Calluna, Erica, Vaccinium*). Par contre, l'estimation des recouvrements aboutit à des chiffres trop élevés pour les espèces prostrées (*Nardus, Polygala*). Quoi qu'il en soit, tous les relevés ayant été faits par le même observateur et avec le même soin, on peut considérer les variations importantes du pourcentage de recouvrement comme significatives, spécialement si elles se manifestent régulièrement dans toutes les répétitions d'un même traitement.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

1. IMMIGRATION D'ESPÈCES NOUVELLES.

Huit ans après le début de l'expérience, la liste des espèces de l'éricaie ne s'est guère modifiée. On note seulement l'apparition de six espèces nouvelles, dont les coefficients sont d'ailleurs demeurés très modestes.

Holcus lanatus apparaît dès le relevé de 1958 dans 13 parcelles, avec des coefficients très minimes (+). En 1961 et 1963, elle est repérée dans 27 parcelles

sur 42, avec des coefficients également très minimes (+), sauf dans le traitement à dominance phosphatée (P), où le recouvrement moyen atteint 11 % en 1961 et 6 % en 1963.

Poa trivialis apparaît dans 4 parcelles sur 42 en 1958, dans 22 parcelles en 1961 pour retomber à 6 parcelles en 1963. Tous les coefficients sont mentionnés comme insignifiants (+), sauf en 1961 où ils atteignent 2,5 % dans le témoin, 2,7 % dans le traitement à dominance phosphatée (P), 0,4 et 0,3 % dans les traitements à dominance azotée (N) et potassique (K).

Cirsium palustre apparaît dans 3 parcelles sur 42 en 1958, dans 29 parcelles en 1961, dans 31 parcelles en 1963. Les coefficients s'élèvent progressivement jusqu'en 1963, année où ils atteignent environ 1 % dans les traitements à dominance azotée, potassique et magnésienne (N, K, Mg), 2,5 % dans le traitement à dominance phosphatée (P), 4 % dans le traitement à dominance de soufre (S) et 5 % dans le traitement à dominance calcique (Ca). Le pourcentage demeure insignifiant dans les parcelles-témoins.

Carex panicea fait une timide apparition en 1958 (quelques touffes répandues dans 3 parcelles). En 1961, on le retrouve dans 6 parcelles (coefficient +) et en 1963, il a été observé dans 8 parcelles, dont 4 relevant du traitement K, où son recouvrement moyen a été estimé à 0,2 %.

Ranunculus acer n'a fait que de fugaces apparitions. En 1958, un individu a été observé dans une parcelle du traitement N. En 1961, légère progression : quelques individus répartis dans 4 parcelles. Puis en 1963, on n'en retrouve plus que quelques pieds dans une parcelle du traitement N.

Agrostis tenuis, non recensée dans les témoins en 1958, a été observée cette année-là dans 9 parcelles fumées. En 1961, on la note dans 18 parcelles (témoins et tous types de traitement, sauf celui à dominance de phosphore), avec des taux de recouvrement oscillant entre 0,2 et 0,6 %. En 1963, elle subsiste à peu près partout où elle a été observée deux ans plus tôt (17 parcelles). A noter que lors de ce dernier inventaire, elle était pratiquement absente des parcelles du traitement P.

Toutes ces espèces sont des pionnières de la flore prairiale et jouent un rôle important dans les prairies humides semi-naturelles (*Junco-Molinietum*) et dans les prés de fauche humides améliorés (*Bromion racemosi*). Leur apparition semble amorcer une évolution vers ces types de végétation, mais elle n'est encore qu'à son tout premier stade après 6 années de fumures minérales et 8 ans après le début de l'expérience. Pour expliquer la remarquable stabilité floristique de notre éricaie, on pourrait invoquer l'inaccessibilité de la station, qui est entourée de bois d'épicéas et se trouve à plus de 2 km des prairies les plus proches, d'ailleurs situées en dehors de l'axe des vents dominants. Toutefois, d'autres observations effectuées dans la région montrent que l'installation de la flore prairiale est beau-

coup plus rapide sur les sols de meilleure qualité. La lenteur de l'évolution paraît résulter ici des conditions édaphiques défavorables, l'excès d'humidité et la présence d'un horizon tourbeux. Un fait plaide en faveur de cette interprétation : les nouvelles espèces ont surtout été recensées en 1961, après la sécheresse de 1960, qui leur a sans doute offert de meilleures conditions de germination.

2. Modifications quantitatives dans les parcelles-témoins.

Le rétablissement du fauchage annuel a provoqué diverses modifications dans les parcelles-témoins elles-mêmes.

Parmi les graminées, on note une augmentation sensible et rapide pour *Festuca tenuifolia,* dont le recouvrement passe de 5,8 % en 1958 à 29,6 % en 1961, pour rétrograder quelque peu en 1963 (25,8 %). Il en va de même pour *Agrostis canina,* avec des écarts moins importants (0,3 %, 7 % et 7,9 % en 1958, 1961 et 1963). Pour *Nardus stricta,* la période de propagation se situe plus tard, entre 1961 et 1963 (+/0,2 %/3,1 % en 1958-61-63). Les autres graminées, notamment la dominante (*Molinia coerulea*), sont demeurées pratiquement stationnaires.

En ce qui concerne les joncacées et les cypéracées, on note une diminution sensible d'*Eriophorum angustifolium* entre 1958 et 1961, avec stabilisation ultérieure (48 %/15,4 %/15 % en 1958-61-63). *Juncus squarrosus* n'augmente quelque peu qu'après le 6me épandage d'engrais (7,5 %/8,1 %/12,5 % en 1958-61-63). *Carex nigra* double son recouvrement entre les deux premiers inventaires (3,5 %/7,8 %/8,5 % en 1958-61-63), tandis que *Carex echinata* (= *C. stellulata*) n'augmente que faiblement, mais très régulièrement (+/0,7 %/1,6 % en 1958-61-63). Les coefficients de *Scirpus caespitosus* n'ont pas changé.

Les éricacées demeurent pratiquement stationnaires, à l'exception de *Calluna vulgaris,* qui se propage rapidement après 1958 (4,7 %/32,1 %/32,1 % en 1958-61-63). Quelques brins de canneberge (*Oxycoccus palustris*), observés lors du premier inventaire en 1958, n'ont plus été revus ultérieurement. Les petites plages de myrtille se sont quelque peu étoffées, mais leur recouvrement est resté très modeste (+/0,6 %/1,2 % en 1958-61-63).

Polygala serpyllifolia s'est multiplié de façon régulière, passant très progressivement de 0,2 % en 1958 à 4,8 % en 1963.

Enfin, la strate muscinale s'est considérablement développée, son recouvrement moyen passant de 25 à 75 % environ, grâce à l'accroissement des mousses (passant de 17 à 35 %), des hépatiques (de 5 à 34 %) et des sphaignes, passant de 7 à 17 %, au profit exclusif de *Sphagnum recurvum.*

La plupart de ces modifications paraissent devoir s'expliquer par l'influence du fauchage régulier qui, en empêchant la formation d'un matelas de feuilles

mortes, assure un meilleur développement aux espèces à cespite peu élevée (*Festuca, Nardus, Juncus, Carex*), à port gazonnant (*Agrostis, Polygala*) ou drageonnant (*Calluna*), ainsi qu'à la strate de bryophytes.

3. Modifications quantitatives dues aux traitements.

Les modifications quantitatives liées aux divers traitements sont explicitées dans le tableau IV, pour les principales espèces. Les pourcentages de recouvrement sont les moyennes des relevés exécutés en 1961 et 1963 pour les espèces à réaction précoce et relativement stabilisées à partir de 1961. Pour les espèces à réaction tardive, on a retenu les pourcentages du seul relevé de 1963 (espèces marquées d'un astérisque). Les espèces herbacées ont été ventilées en 2 groupes : celles qui ont répondu favorablement aux engrais par une augmentation sensible de leur recouvrement par rapport au témoin (A), et celles qui ont répondu défavorablement (B).

Tableau IV
Réactions des espèces aux divers traitements

Traitements	N	S	P	K	Ca	Mg	*Témoin*
Tapis herbacé :							
A. *Molinia coerulea*	79,2	71,9	57,3	77,1	67,7	71,8	54,2
Festuca tenuifolia	17,7	38,8	41,9	34,6	41,6	34,8	27,7
Agrostis canina	25,8	10,9	12,1	22	20,6	15,6	7,4
Holcus lanatus	0,8	+	8,7	0,7	0,6	4,5	1,3
*Carex nigra**	14,2	5,4	13,3	20	6,8	15	8,5
*Carex echinata**	0,2	3,8	5,4	1,3	0,6	0,3	1,6
*Cirsium palustre**	0,6	3,8	2,5	1,2	5,2	1,3	+
B. *Calluna vulgaris*	+	15,8	6,5	0,5	1,1	3,2	32,1
Erica tetralix	0,2	12,5	5,4	0,7	0,4	2,3	31,2
Scirpus caespitosus	0,1	3,8	3,8	1,3	2,2	1.4	7,5
Juncus squarrosus	+	7,5	3,9	0,7	0,6	1,7	10,3
Eriophorum angustifolium	+	5	3,3	0,4	0,2	1,1	15,2
Polygala serpyllifolia	0,3	5,1	2,2	0,7	2,3	2,4	3,6
*Nardus stricta**	+	2,9	2	0,8	1,2	0,8	3,1
Bryophytes :							
Sphaignes	0	0,8	0,2	0,2	0,1	0,1	17,1
Hépatiques*	0	12,1	1	4,3	0,4	1,7	34,2
Mousses *Leucobryum glaucum**	+	4,5	0,4	+	+	+	4,9
Autres espèces	5,8	28,5	19,5	18,9	14,4	20	37,9

A. *Espèces nettement favorisées par les fumures minérales.*

Dans l'ensemble, les graminées et les *Carex* ont nettement progressé sous l'influence des fumures minérales. Grâce aux modalités du protocole expérimental, nous allons pouvoir préciser leur comportement spécifique à l'égard de chacune des combinaisons anioniques et cationiques.

1°) Réactions aux combinaisons cationiques.

Presque toutes les espèces hygrophiles : *Molinia coerulea, Agrostis canina, Carex nigra* et *Carex echinata* ont le mieux réagi à la dominance potassique. Seul, *Cirsium palustre,* espèce beaucoup plus nettement praticole, a surtout bénéficié du traitement à dominance calcique. L'espèce mésophile *Holcus lanatus* a réagi très favorablement à la dominance magnésienne et l'espèce la plus xérophile, *Festuca tenuifolia,* à la dominance calcique. Ces comportements sont réguliers, c'est-à-dire observables dans toutes les répétitions.

2°) Réactions aux combinaisons anioniques.

En ce qui concerne les réactions aux dominances anioniques, on constate deux comportements nettement opposés.

Molinia coerulea et *Agrostis canina* sont fortement stimulés par le traitement à dominance azotée, mais inhibés par le traitement à dominance phosphatée (ainsi que par le traitement S pour *Agrostis*). Le cas est particulièrement patent pour *Molinia coerulea.* Si l'on se rappelle que toutes les parcelles traitées ont reçu une fumure de base complète et que, dans toutes, *Molinia coerulea* a progressé de 15 à 25 %, on doit conclure que dans les parcelles à dominance phosphatée, où la progression n'atteint que 3 %, l'espèce a subi une véritable inhibition. Celle-ci se manifeste d'ailleurs de façon apparente sur la hauteur des hampes florales de la molinie, ainsi que sur la hauteur du crû végétatif, comme le montrent les données suivantes :

TABLEAU V

Réactions de Molinia coerulea (moyennes 61/63)

Traitements	Témoin	P	Ca	S	Mg	K	N
Recouvrements moyens (%)	54,2	57,3	67,7	71,9	71,8	77,1	79,2
Hauteur du crû végétatif (cm)	21,6	28,3	32,1	26,1	28,9	31	38,4
Hauteur des hampes florales (cm)	53,5	59,6	65,9	62,7	65,8	66,2	72,5

Les causes physiologiques ou écologiques de cette inhibition par le phosphore demeurent obscures et mériteraient une recherche approfondie. Nous signalerons que ce comportement n'est pas exceptionnel; nous avons observé une inhibition similaire dans une expérience du même type effectuée en Famenne, sur une molinaie basicline (*Silaetum pratensis*).

Un autre groupe d'espèces, comprenant *Festuca tenuifolia, Holcus lanatus* et *Carex echinata,* se comportent à l'inverse des précédentes. Le traitement à dominance azotée exerce sur leur développement une inhibition marquée, tandis que le traitement à dominance phosphorique est nettement stimulateur. *Deschampsia flexuosa* semble également appartenir à ce groupe, si l'on peut faire foi aux très faibles coefficients qui le concernent. Cette inhibition par la dominance azotée est probablement indirecte et peut résulter de la très forte concurrence de *Molinia* et d'*Agrostis canina* sur ces espèces à cespite foliaire peu élevée. Cette explication ne peut toutefois s'appliquer à *Holcus lanatus,* dont les touffes sont plus robustes. Celle-ci est, en réalité, une espèce immigrante de la flore mésophile prairiale et est vraisemblablement plus exigeante en phosphore que les deux autres espèces.

Enfin, deux espèces ont un comportement tout à fait particulier. *Carex nigra* est à peu près également stimulé par les traitements N et P, et nettement déprimé par le traitement à dominance de soufre. Quant à *Cirsium palustre,* autre espèce immigrante, son implantation paraît surtout favorisée par le traitement S et moins nettement par le traitement P, alors que le traitement à dominance azotée semble bien ne pas lui avoir été bénéfique. Mais ces conclusions doivent s'assortir de très nettes réserves, en raison des vicissitudes de la dissémination des semences pour des espèces aussi typiquement anémochores que les chardons.

Des considérations ci-dessus, on peut déduire les combinaisons ioniques les plus stimulantes (+) et les plus défavorables (—) aux espèces précitées, du moins dans les conditions de concurrence et dans le contexte synécologique de l'ériçaie atlantique :

Molinia coerulea	+ : K/N
	— : Ca/P
Agrostis canina	+ : K/N
	— : Mg/S-P
Festuca tenuifolia	+ : Ca/P
	— : K-Mg/N
Holcus lanatus	+ : Mg/P
	— : Ca-P/S-N
Carex echinata	+ : K/P
	— : Mg/N
Carex nigra	+ : K/N-P
	— : Ca/S

Cirsium palustre .... + : Ca/S-P
— : K-Mg/N

B. *Espèces nettement défavorisées par les fumures minérales.*

Les espèces caractéristiques de l'éricaie sont toutes très nettement déprimées par les fumures minérales. Le cas est patent pour *Calluna vulgaris, Erica tetralix, Scirpus caespitosus, Juncus squarrosus* et *Eriophorum angustifolium,* qui régressent nettement partout par rapport au témoin. L'exemple est moins démonstratif pour *Polygala serpyllifolia, Nardus stricta, Vaccinium myrtillus* et *Vaccinium uliginosum,* dont les coefficients très faibles n'autorisent pas de déductions sûres.

Les formules à variation cationique permettent de déceler une régression manifestement plus marquée pour les traitements à dominance potassique ou calcique que pour les traitements à dominance magnésienne. A noter toutefois le comportement un peu aberrant de *Scirpus caespitosus* et de *Nardus stricta,* qui paraissent moins affectés par la dominance calcique; mais il s'agit, dans ce cas encore, d'espèces à faible recouvrement et les conclusions qui s'y rapportent sont sujettes à caution.

Les réactions aux formules à dominances anioniques sont beaucoup plus contrastées. C'est manifestement le traitement à dominance sulfatée qui est le mieux supporté. Pour *Calluna, Erica, Scirpus caespitosus, Juncus squarrosus* et *Eriophorum,* la réduction du recouvrement, par rapport au témoin, oscille entre 25 et 65 %; *Nardus* n'a pratiquement pas régressé, tandis que *Polygala* et les myrtilles se sont nettement développés. Le traitement à dominance phosphatée agit d'une manière plus incisive, tout en restant moins efficace que les trois traitements à dominances cationiques. Enfin, l'élimination est pratiquement totale pour le traitement à dominance azotée, ce qui est conforme au caractère « nitrofuge » de toutes ces espèces. L'efficience de l'azote sur cette florule se manifeste d'ailleurs aussi clairement dans les formules à dominances cationiques, ainsi que le montre le tableau ci-après.

Ces résultats ne nous autorisent pourtant pas à conclure que la flore typique de l'éricaie est douée d'une sensibilité spécifique à l'azote minéral. Sa régression pourrait, en effet, résulter indirectement du développement en hauteur et de la densité de la strate graminoïde. Sous l'influence de l'azote, toutes ces espèces peuvent en effet souffrir d'un ombrage excessif, soit qu'elles possèdent une cespite basilaire assez courte (*Scirpus, Juncus, Nardus*), ou un port étalé (*Polygala*), ou qu'elles rejettent d'un rhizome (*Eriophorum*). Pour la bruyère elle-même, la lenteur des repousses après la coupe peut expliquer leur étouffement quasi complet dans ces mêmes conditions. Les bryophytes ont un comportement analogue à

celui des espèces rustiques de l'ériçaie et régressent fortement sous l'effet des fumures minérales.

TABLEAU VI

Sensibilité à l'azote des espèces de l'ériçaie

Désignation des traitements	Quantités absolues de N en kg par Ha	*Calluna vulgaris*	*Erica tetralix*	*Scirpus caespitosus*	*Juncus squarrosus*	*Eriophorum angustifolium*	*Nardus stricta*	*Polygala serpyllifolia*	*Vaccinium myrtillus* (1963)	*Vaccinium uliginosum* (1963)
N	57,7/70	+	0,2	0,1	+	+	+	0,3	+	0
K		0,5	0,7	1,3	0,7	0,4	0,8	0,7	+	+
Ca	35/41	1,1	0,4	2,2	0,6	0,2	1,2	2,3	0,3	0,2
Mg		3,2	2,3	1,4	1,7	1,1	0,8	2,4	0,8	+
P	19,2/18	6,5	5,4	3,8	3,9	3,3	2	2,2	0,5	0,4
S		15,8	12,5	3,8	7,5	5	2,9	5,1	1,8	0,4
Témoin		32,1	31,2	7,5	10,3	15,2	3,1	3,6	1,2	0,2

Les sphaignes sont particulièrement sensibles à l'eutrophisation minérale et disparaissent rapidement dans toutes les parcelles traitées. La régression est très rapide pour *Sphagnum compactum,* plus progressive pour *Sphagnum recurvum.* L'élimination est brutale sous l'effet du traitement à dominance azotée, plus lente pour les autres traitements. La formule à dominance de soufre laisse subsister quelques petites touffes des deux espèces de sphaignes après 6 années d'application d'engrais.

Les hépatiques ont réagi à peu près de la même manière et ont le mieux résisté dans le traitement à dominance sulfatée. La formule à dominance azotée les a complètement éliminées.

Chez les mousses, l'inhibition est moins prononcée. Maximale pour le traitement à dominance calcique, elle est un peu moins prononcée pour les deux autres formules à dominance cationique. L'ordre de résistance aux dominances anioniques est le même que pour les hépatiques, l'azote s'affirmant ici encore l'élément le plus actif.

On n'a pu vérifier le comportement particulier des diverses espèces de mousses, assez nombreuses dans chaque parcelle, sauf pour *Leucobryum glaucum*. Cette espèce nettement acidophile a pratiquement disparu partout, sauf dans les parcelles correspondant au traitement à dominance sulfatée, où elle a progressé à peu près dans la même proportion que dans les parcelles-témoins. Elle s'est donc comportée de la même manière que les hépatiques de l'éričaie, dont elle constitue du reste une espèce compagne assez constante.

CONCLUSIONS

De cet essai d'écologie expérimentale, il est possible de tirer quelques conclusions.

1° L'ensemble floristique de l'éričaie résiste relativement bien à l'eutrophisation chimique du milieu et son évolution vers la molinaie à joncs et le pré de fauche amélioré du *Bromion racemosi* paraît devoir être très longue, du moins dans les conditions particulières de l'expérience.

2° L'éričaie a réagi à la reprise du fauchage régulier par un meilleur développement de la strate des espèces basses, gazonnantes ou drageonnantes. Cette réaction paraît liée au meilleur éclairement au niveau du sol.

3° Les réactions de la flore aux fumures minérales se sont manifestées par des modifications spectaculaires de l'abondance-dominance chez la plupart des espèces par rapport aux témoins. A cet égard, on peut classer la flore de l'éričaie en plusieurs groupes éco-physiologiques :

a) les espèces stimulées par les fumures minérales, qui sont surtout des graminées et des *Carex*. Les réactions de ces espèces aux variations anioniques et cationiques permettent de les ventiler dans les groupes suivants :

1) Sensibilité différentielle aux dominances anioniques :

— inhibition par l'excès de phospore et stimulation énergique par l'azote minéral (*Molinia coerulea, Agrostis canina*);

— inhibition par l'excès d'azote et réponse favorable au phosphore minéral, peut-être par simple concurrence du groupe précédent (*Festuca tenuifolia, Carex echinata* et probablement *Holcus lanatus* et *Deschampsia flexuosa*);

— réaction favorable à l'azote et au phosphore et inhibition par le soufre (*Carex nigra*);

— action stimulante du soufre et, moins nettement marquée, du phosphore (*Cirsium palustre*).

2) Sensibilité différentielle aux dominances cationiques :

— réaction favorable à la dominance potassique : *Molinia coerulea, Agrostis canina, Carex nigra, Carex echinata*; ces espèces hygrophiles se re-

trouvent habituellement dans la végétation des bas-marais acides (*Caricion canescentis-fuscae*);
— réaction surtout favorable à la dominance calcique (*Festuca tenuifolia* et *Cirsium palustre*);
— réaction favorable à la dominance magnésienne (*Holcus lanatus*).

b) les espèces à développement inhibé par les fumures minérales, comprenant les représentants caractéristiques de l'ériçaie (*Calluna vulgaris, Erica tetralix, Scirpus caespitosus, Juncus squarrossus, Eriophorum angustifolium, Nardus stricta*), les sphaignes et les hépatiques. Toutes ces espèces sont particulièrement sensibles au traitement à dominance d'azote, ce qui confirme leur réputation d'espèces « nitrofuges ». La fumure à dominance sulfatée s'est révélée la moins inhibitrice et le traitement au phosphore a eu un effet intermédiaire.

En ce qui concerne la réponse aux dominances cationiques, on peut dire que d'une manière générale, le traitement à dominance magnésienne a eu l'effet le moins dépressif sur la flore caractéristique de l'ériçaie. On pouvait normalement s'attendre à ce que les espèces à réponse calcique soient rares dans cette flore typiquement calcifuge; effectivement, les écarts de valeurs qu'on pourrait invoquer pour *Scirpus caespitosus* et *Nardus stricta* paraissent peu significatifs.

BIBLIOGRAPHIE

Homès (M. V.), Toxicité, antagonisme et perméabilité. — *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, **79**. Bruxelles, 1947.

Homès (M. V.), L'alimentation minérale des végétaux. — *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, **83, 84, 85, 93.** Bruxelles, 1950, 1951, 1952, 1961.

Noirfalise (A.) et Sougnez (N.), Les chênaies de l'Ardenne verviétoise. — *Pédologie*, **6.** Gand, 1956.

Blouard (R.) et Deschuytener (G.), L'échantillonnage dans les prairies par la méthode du « Poids sec ». — *Bull. Inst. Agron. Stat. Rech. Gembloux*, **30.** Gembloux, 1962.